Über collaterale Gefässbündel im Laube der Farne.

Von **Dr. G. Haberlandt,**

Docent der Botanik in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. Juni 1881.)

I.

In den flach ausgebreiteten Blattspreiten der Phanerogamen sind bekanntlich die Hadromtheile [1] der leitenden Stränge fast ausnahmslos der Oberseite, die Leptomtheile dagegen der Unterseite des Blattes zugekehrt. Wenn man sich nicht lieber auf eine blosse Constatirung dieser anatomischen Thatsache beschränkt, so ist man meistens geneigt, dieselbe als eine directe Consequenz der Orientirung anzusehen, welche die genannten Haupttheile des Gefässbündels im Stamme zeigen. Indem das Hadrom der Mitte, das Leptom der Peripherie des Stammes zugekehrt ist, braucht man bloss anzunehmen, dass die Gefässbündel ohne nennenswerthe Drehung in das Blatt ausbiegen, um die angeführte Orientirung der Blattgefässbündel zu verstehen. Man setzt dabei stillschweigend voraus, dass die Lagerung der Gefässbündeltheile im Stamme das Primäre, das ursprünglich Gegebene sei.

Nun hindert uns aber Nichts, diese rein geometrische Folgerung einfach umzukehren, die Orientirung im Blatte als das Primäre und jene im Stamme als das Secundäre, als die Folgeerscheinung aufzufassen. Nachdem im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Cormophyten der „Stamm“ nicht früher auftrat als das „Blatt“, und da wir ferner die stammeigenen Gefässbündel als eine später erworbene anatomische Eigenthümlichkeit

---

[1] Als „Hadrom“ bezeichne ich das Xylem, als „Leptom“ das Phloëm des Gefässbündels und zwar beide Theile mit Ausschluss der mechanischen Zellen. Vgl. meine „Entwicklungsgeschichte des mech. Gewebesystems“, Leipzig 1879, pag. 5.

auffassen dürfen — wahrscheinlich als eine Folge gesteigerter Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen des Stammes, [1] — so hat die obige Auffassung a priori gewiss eben so viel Berechtigung als die zuerst angeführte. Der dorsiventrale Bau des Blattes würde in diesem Falle auch die in Rede stehende Anordnung der Gefässbündeltheile bedingen.

Es besteht nun offenbar noch eine dritte Möglichkeit: dass nämlich die Anordnung des Hadroms und des Leptoms im flachen Laubblatte und ihre Orientirung im cylindrischen Stamme in keinem Causalzusammenhange stehen, dass es sich hier nicht um eine primäre und eine secundäre, sondern um zwei gleichwerthige anatomische Thatsachen handelt, welche beide in gleicher Weise die Folge von identisch oder analog wirkenden Ursachen sind. An äussere Einflüsse ist freilich kaum zu denken. Die Schwerkraft ist auf die Anordnung der Gefässbündeltheile im orthotropen Stamme selbstverständlich ohne Einfluss, und bezüglich des Lichtes sehen wir, dass das Leptom im Blatte schwächer, im Stamme stärker beleuchtet wird, als das Hadrom. Man müsste also an innere Ursachen denken. Wenn wir uns nun mit Sachs [2] das Blatt nach oben zusammengerollt vorstellen, um so eine directe Vergleichung mit dem radiären Stamme zu ermöglichen, so ergibt sich, dass ein und dasselbe Bildungsgesetz die gleichsinnige Anordnung der Gefässbündeltheile im flachen, dorsiventralen Blatte und im cylindrischen, radiären Stamme zur Folge hat. Allerdings dürfen wir nicht ausser Acht lassen, dass auch diese Folgerung zunächst bloss auf Grund eines geometrischen Kunstgriffes zu Stande kam. Sie ist desshalb kaum mehr, als eine allgemein gehaltene Umschreibung der Thatsachen.

Wenn man sich die Frage stellt, welche von diesen drei Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht, so wird es sich offenbar darum handeln, solche Pflanzen zur Untersuchung auszuwählen, welche schon von vorneherein einen leichteren Einblick in das

---

[1] Vgl. M. Westermaier: Ueber das markständige Bündelsystem der Begoniaceen. Regensburg 1879, pag. 22.

[2] Vgl. dessen Abhandlung „Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile", Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, II. B., 2. Heft. pag. 249.

zu eruirende Causalverhältniss erwarten lassen. Man wird sich dabei um so weniger bloss auf die Phanerogamen zu beschränken haben, als es für die Lösung der ganzen Frage von Bedeutung ist, zu wissen, auf welcher Stufe der phylogenetischen Entwicklung die collateralen Gefässbündel zum ersten Male auftraten, und ob sie, was noch wichtiger ist, in Blättern und Stämmen gleichzeitig oder ungleichzeitig sich einstellten. Denn eine solche zeitliche Verschiedenheit würde offenbar einen deutlichen Fingerzeig in dieser Frage bilden.

Es ist nach dem Gesagten naheliegend, unsere Aufmerksamkeit zunächst den Farnkräutern zuzuwenden: Finden wir in den Spreiten ihrer Wedel, welche ebenso dorsiventral sind, wie jedes phanerogame Laubblatt, die Gefässbündel gleich wie im Stamme concentrisch gebaut, so ist einleuchtend, dass die Structur des Gefässbündels und die Anordnung seiner Theile von der Dorsiventralität des Blattes unabhängig ist, dass mithin die an zweiter Stelle angeführte Möglichkeit ausgeschlossen erscheint. Sollte sich aber herausstellen, dass in der dorsiventralen Wedelspreite die Gefässbündel collateral gebaut sind, und zwar derart, dass das Hadrom nach oben, das Leptom nach unten gekehrt ist, so wäre damit bewiesen, dass bei den Farnen die Structur der Gefässbündel in den Wedelspreiten eine Eigenthümlichkeit ihres dorsiventralen Baues ist; für die Phanerogamen wäre dadurch in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass die zweite der oben angeführten Möglichkeiten dem thatsächlichen Verhältnisse entspricht.

II.

Von diesem Gedankengange geleitet, untersuchte ich bei einer Reihe von Farnen aus den verschiedensten Familien den Bau der Gefässbündel in den Spreiten der Blätter. Man nimmt hinsichtlich dieser Bündel wohl ganz allgemein an, dass sie nach dem concentrischen Typus gebaut sind. Es sind mir in der Literatur bloss zwei gegentheilige Angaben bekannt geworden. Im II. Bande seines „Mikroskopes“ (pag. 387) sagt Dippel von den Gefässbündeln der Farnblätter Folgendes: „Man kann in denselben ganz deutlich einen Holz- und einen Basttheil unterscheiden, von denen der erstere nach der Oberseite, der andere nach der

Unterseite gewandt ist.“ Aus dieser kurzen Angabe geht allerdings nicht deutlich hervor, ob Dippel den Blattbündeln der Farne einen collateralen oder bloss einen excentrischen Bau zuschreibt. Nach der Abbildung zu schliessen, welche auf derselben Seite den Querdurchschnitt durch die Blattspreite von *Asplenium nidus* darstellt, ist letzteres der Fall. Ausführliche Angaben liegen von Prantl [1] vor, welcher in den Blättern verschiedener Hymenophyllaceen und speciell bei *Trichomanes speciosum* collaterale Gefässbündel gefunden hat und dieselben eingehend schildert. Diese Angaben sind aber unbeachtet geblieben; wenigstens sind dieselben in unsere Hand- und Lehrbücher der Botanik nicht übergegangen. So führt z. B. de Bary in seiner durch ihre Vollständigkeit ausgezeichneten „Vergleichenden Anatomie“ (pag. 355) „die Gefässbündel im Stamme und Laube der Filices, aus den Abtheilungen der Polypodiaceen, Cyatheaceen, Hymenophyllaceen, Gleicheniaceen, Schizaeaceen, Marattiaceen, denen sich die Selaginelleae anschliessen“ unter den concentrischen Bündeln an, und erwähnt auf pag. 331, wo er das Vorkommen der collateralen Bündel bespricht, unter den Farnen bloss den Stamm von *Osmunda* und *Todea*. Man verliess sich eben bei den Untersuchungen über den Bau der Farngefässbündel augenscheinlich auf einen Analogieschluss: Weil bei den Phanerogamen die Bündel des Stammes sowohl wie die des Blattes nach gleichem Typus gebaut sind, glaubte man dasselbe Verhalten auch bei den Farnen annehmen zu dürfen.[2]

Dieser Schluss ist nun unrichtig. Bei fast allen von mir untersuchten Farnen sind wenigstens die schwächeren Gefässbündel der Wedelspreiten nicht concentrisch, sondern collateral gebaut, wobei wie im Blatte der Phanerogamen der Hadrom- (Xylem-)theil der Oberseite, der Leptom- (Phloëm-)theil der Unterseite des Wedels zugekehrt ist.

Man hat sich aber nicht vorzustellen, als ob der Uebergang vom concentrischen Bau der Stammbündel zum collateralen Bau

---

[1] Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen; I. H. die Hymenophyllaceen, Leipzig 1875, pag. 18 ff.

[2] So hat u. A. auch Russow den collateralen Bau der Blattbündel bei den Farnen vollständig übersehen.

der Stränge in den Blättern ein plötzlicher und unvermittelter wäre. Dieser Uebergang wird vielmehr gewöhnlich schon in den Blattstielen, zum mindesten in den Hauptnerven der Wedelspreite allmälig vorbereitet [1] und zwar derart, dass der Hadromtheil immer mehr und mehr seine centrische Lage verlässt, und, der morphologischen Oberseite des Wedels zustrebend, das oberseits gelegene Leptom gewissermassen bei Seite drängt. So kommt nun zunächst ein excentrischer Bau des Gefässbündels zu Stande. Das Hadrom wird oberseits nur von einer dünnen Leptom-schichte bedeckt, welche seitlich in die mächtig ausgebildete Leptomschichte der Unterseite übergeht. Schliesslich wird das Leptom der Oberseite ganz durchbrochen und das Gefässbündel ist collateral geworden. Ich will mir nun erlauben, an einem Beispiele diesen allmäligen Uebergang vom concentrischen zum collateralen Typus im Detail zu schildern.

Bei *Osmunda regalis* besitzt der Blattstiel ein band-förmiges, beiderseits nach oben etwas eingerolltes Gefässbündel; es hat also die Gestalt einer Rinne (Fig. 13). Das Leptom ist auf beiden Seiten des Hadroms noch gleichmässig ausgebildet. Wenn es auch auf der Oberseite von etwas wechselnder Dicke ist, so lässt sich doch nicht sagen, dass es auf der Unter-, beziehungs-weise Aussenseite eine stärkere Ausbildung erfahren hätte. Führen wir nun durch den Stiel eines Fiederblattes I. Ordnung einen Querschnitt, so finden wir das Gefässbündel zwar noch von rinnen-förmiger Gestalt, allein schon beträchtlich excentrisch gebaut (Fig. 14); das Leptom der Unterseite ist fast doppelt so dick als jenes der Oberseite. Untersuchen wir dann das Gefässbündel des Hauptnervs eines Fiederblättchens, so sehen wird den excen-trischen Bau noch weit auffallender ausgeprägt (Fig. 15); das Leptom der Aussenseite ist circa anderthalbmal so mächtig als das Hadromband und wenigstens 4—6 mal so dick, als der schmale Leptombeleg auf der Oberseite. Was dann endlich die schwachen und schwächsten Gefässbündel der Fiederblattspreiten anlangt, so sind dieselben theils noch excentrisch gebaut, indem auf der

---

[1] Mit diesem Ausdrucke, sowie mit dieser ganzen rein descriptiven Darstellung soll natürlich unserer Auffassung bezüglich des Causal-zusammenhanges der hier zu erörternden Erscheinungen nicht vorgegriffen werden.

Oberseite des Hadroms eine ununterbrochene Lage von Leptom-(Cambiform-) zellen vorhanden ist, theils sind diese Bündel schon vollständig collateral, indem auch diese letzte Leptomzelllage durchbrochen erscheint und das Hadrom bereits an die parenchymatische Scheide des Bündels grenzt (Fig. 16). Es ist nicht uninteressant, dass auch diese beiden letzten Ausbildungsstufen zuweilen durch Uebergänge verknüpft sind, welche dadurch zu Stande kommen, dass der Durchbruch des Hadroms nur stellenweise erfolgt, und so auf der Oberseite noch einzelne isolirte Leptomzellen zurückbleiben. Bei dieser Gelegenheit sei gleich erwähnt, dass in den Wedelspreiten von *Cyathea Duplanchei* das Leptom nicht selten an den beiden Seiten des Gefässbündels zuerst durchbrochen wird, so dass dieses letztere einen bicollateralen Bau erhält (Fig. 19 *a*). Natürlich sind aber die beiden Leptomtheile nicht gleich stark ausgebildet. Der obere ist viel schwächer als der untere.

In ähnlicher Weise wie bei *Osmunda* lassen sich nun auch bei anderen Farnen die allmäligen Uebergänge vom concentrischen zum excentrischen und collateralen Baue der Gefässbündel verfolgen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Abbildungen Fig. 1 und 3 *(Asplenium ruta muraria)*, und auf Fig. 6, 7, 8 und 9 *(Scolopendrium officinarum)* sowie auf die diesbezüglichen Erklärungen.

Indem also gewöhnlich schon im Wedelstiele eine Annäherung an den collateralen Typus im Bau der Gefässbündel stattfindet, kommt es in anatomischer Beziehung nicht selten zu einer ziemlich weitgehenden Ähnlichkeit des Wedelstieles mit einem phanerogamen Blattstiele. Diese Ähnlichkeit stellt sich dann ein, wenn der erstere nicht von einem oder mehreren bandförmigen Gefässbündeln durchzogen wird, sondern wenn der Querschnitt der Bündel oval oder elliptisch ist. Bei *Aspidium aculeatum* treten fünf solcher Bündel auf, die sich auf dem Querschnitte des Stieles in halber Ringlage anordnen, wie dies auch in phanerogamen Blattstielen so häufig vorkommt. Die Bündel sind nun sämmtlich excentrisch gebaut und zwar so, dass das Hadrom gegen die Mitte des Stieles, die Hauptmasse des Leptoms gegen die Peripherie gekehrt ist; der innenseitige Leptombelag ist nur schwach ausgebildet.

Bevor ich nun die collateralen Bündel im Laube der Farne hinsichtlich ihres Baues etwas eingehender schildere, will ich zunächst eine Aufzählung der von mir untersuchten Arten folgen lassen, welche sämmtlich in ihrem Laube entweder bloss collaterale oder ausser denselben noch stark excentrisch gebaute Bündel aufweisen:

Hymenophyllaceen: *Trichomanes Filicula Bory.*

Polypodiaceen: *Pteris aquilina, Adiantum trapeziforme, Cystopteris fragilis, Nephrolepis pectinata, Aspidium aculeatum, Phegopteris spectabilis, Polypodium vulgare, Asplenium ruta muraria, Allantodia tenera, Blechnum brasiliense, Lomaria gibba, Acrostichum flagelliferum.*

Cyatheaceen: *Cyathea Duplanchei.*

Gleicheniaceen: *Gleichenia Speluncae.*

Schizaeaceen: *Lygodium circinatum, Aneimia densa.*

Osmundaceen: *Osmunda regalis, Todea africana.*

In die Untersuchung wurden noch mit einbezogen die

Marattiaceen: *Marattia laxa, Angiopteris longifolia,* und

Ophioglosseen: *Ophioglossum vulgatum.*

Nachdem sich also in diesem Verzeichnisse 22 Gattungen und sämmtliche Familien der Farne (einschliesslich der Ophioglosseen) vertreten finden, so glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich den collateralen Bau der kleineren Gefässbündel im Laube der Farne als eine allgemein verbreitete Erscheinung ansehe, welche mit der dorsiventralen Ausbildung der Wedelspreiten auf das innigste zusammenhängt. [1]

Ich gehe nun zur eingehenderen Schilderung dieser collateralen Gefässbündel über.

[1] Des Vergleiches halber erschien es mir interessant, die Untersuchung auf die Blattbündel von *Selaginella* und *Lycopodium* auszudehnen. Bei den untersuchten Arten (*Selaginella umbrosa, cuspidata, cordata* und *Lycopodium Selago, annotinum, complanatum*) fand ich durchgehends, dass das einzige median verlaufende Gefässbündel des Blattes bloss aus einigen Tracheïdenreihen besteht und gar kein Leptom besitzt. Dieses Bündel ist von einer meist unterbrochenen einschichtigen Bastscheide umgeben oder direct ins Parenchym eingesetzt, dessen Zellen in der Nähe des Bündels enger sind und verdickte Wandungen aufweisen. Hat man es hier mit rudimentären Bündeln zu thun?

Dieselben repräsentiren mit ihren Scheiden die grösseren und kleineren Seitennerven der Spreiten. Ihre Querschnittsform ist meist rund (Fig. 1, 4, 5, 18), bei grösseren Bündeln elliptisch verbreitert (Fig. 12), bei ganz kleinen unregelmässig polygonal (Fig. 10) entsprechend dem Umrisse der einzigen Cambium-Urmutterzelle, aus welcher das Bündel auf dem Querschnitte hervorgegangen.

Das Hadrom (Xylem) ist meist verhältnissmässig um so stärker ausgebildet, je kleiner das Gefässbündel; es verdrängt dann das Leptom bis auf wenige Zelllagen (Fig. 1, 5, 11). Seine Elemente bestehen hauptsächlich in prismatisch spindelförmigen Treppentracheïden, an welche sich oberseits, unmittelbar an die Parenchymscheide grenzend, ein Saum von gewöhnlich etwas engeren Erstlingstracheïden ansetzt; einige von denselben sind stets Spiraltracheïden.

Ausser den genannten habe ich im Hadrom der collateralen Farngefässbündel keine anderen Elemente, weder Parenchymzellen noch Stereïden, gefunden.

Das Leptom (Phloëm) bildet einen im Querschnitt gewöhnlich sichelförmigen Beleg auf der Unterseite des Hadroms. An dieses letztere grenzen bereits englumige Elemente; bloss bei *Polypodium vulgare* beobachtete ich einen Saum von grösseren Parenchymzellen, welche sich zwischen das Hadrom und das engzellige Leptom einschieben (Fig. 4). Ist das Leptom nur schwach ausgebildet, so sind alle seine Elemente gleich eng (Fig. 1, 5). Bei stärkerer Ausbildung finden sich zwischen den engeren Cambiformzellen auch noch weitere Elemente vor, welche ich aber nicht mit Bestimmtheit als Siebröhren ansprechen möchte (Fig. 12, 20). Die Erstlinge sind durch dicke, fast collenchymatische Wandungen ausgezeichnet und treten, wie schon oben bemerkt wurde, am unteren Rande des Bündelquerschnittes auf. Es sind dies Russow's „Protophloëmzellen."

Sowie bei den Phanerogamen sind auch im Laube der Farne die zartesten Gefässbündel häufig ganz ohne Leptom, indem sie bloss aus einigen Tracheïdenreihen bestehen. Nach Prantl [1] ist bei den Hymenophyllaceen das allgemeine Fehlen des Phloëms

[1] L. c. pag. 59.

auch für die fruchttragenden Nerven charakteristisch und soll dies ein Merkmal sein, welches sich auch noch bei anderen Farnen findet. Allein bei dem Umstande, dass gerade in einem sorustragenden Nerven eine gesteigerte Leitung von Eiweisssubstanzen stattfinden dürfte, sollte man eher das gerade Gegentheil, nämlich eine stärkere Ausbildung des „Phloëms" erwarten; ähnlich wie dies in vielen phanerogamen Fruchtstielen zu beobachten ist. Dieser auffallende Widerspruch erklärt sich sehr einfach aus der Prantl'schen Auffassung des Farngefässbündels. (L. c. pag. 17.) Er rechnet nämlich zum Phloëm bloss die „Bastzellen" (d. h. nicht etwa mechanische Elemente, sondern Russow's Protophloëmzellen) und eventuell die Siebröhren. Das Cambiform dagegen (Russows Geleitzellen) spricht er weder dem Xylem noch dem Phloëm zu; es bildet die „Grundmasse" des Stranges, obschon der genannte Autor selbst angibt, dass der Inhalt der Cambiformzellen aus reichlichem Plasma und Stärke bestehe. „Ploëmlos" bedeutet also nach Prantl nicht zugleich auch „cambiformlos" und damit ist der obige Widerspruch gelöst. In der That lässt sich an jedem beliebigen fructificirenden Farnwedel leicht nachweisen, dass auch die sorustragenden Bündel mit Leptom versehen sind. Bei dieser Gelegenheit bemerke ich zugleich, dass auch diese fertilen Stränge ebenso, wie die rein vegetativen Bündel der Spreite collateral beziehungweise excentrisch gebaut sind, und dass zwischen denselben überhaupt kein nennenswerther anatomischer Unterschied besteht. Es kann dies auch nicht überraschen, denn für das Gefässbündel ist es gleichgiltig, ob es die Bau- und Reservestoffe in den Stamm oder zu den Reproductionsorganen zu leiten hat. Es könnte sich höchstens um solche Unterschiede handeln, welche durch eine gesteigerte Stoffleitung hervorgerufen werden; also um eine Verstärkung des Leptoms und der Parenchymscheiden.

Die Entwicklungsgeschichte der collateralen Farngefässbündel habe ich bei einigen Polypodiaceen (*Aspidium aculeatum*, *Asplenium ruta muraria*, *Struthiopteris germanica*) und bei *Osmunda regalis* genauer verfolgt und konnte auch in dieser Hinsicht ihre vollständige Uebereinstimmung mit den Gefässbündeln der phanerogamen Blätter und Stämme constatiren. Sowie in diesen beginnt auch im Laube der untersuchten Farne

die Differenzirung des Hadroms und des Leptoms an zwei entgegengesetzten Punkten des Cambiumbündels — dasselbe im Querschnitt betrachtet — und schreitet von hier aus in centripetaler Richtung weiter. Fig. 2 stellt ein solches Cambiumbündel aus einem jungen Blatte von *Asplenium ruta muraria* dar, welches oben die ersten Spiraltracheïden, unten die Erstlinge des Leptoms gebildet hat. Die kleineren, im Querschnitte kreisrunden oder aufrecht elliptischen Bündel zeigen durchwegs diesen Differenzirungsgang. Die grösseren, querelliptischen, excentrisch gebauten Bündel der Hauptnerven und Blattstiele bilden dagegen auch in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht den Übergang zu den concentrisch gebauten Stammbündeln. Bei *Asplenium ruta muraria* beobachtete ich, dass in den Stielen der Fiederblättchen das stark excentrisch nach aufwärts gedrängte Hadrom die Erstlinge zwar an seiner oberen Grenze entstehen lässt, allein gleichzeitig an drei verschiedenen Stellen, in der Mitte nämlich und am rechten wie am linken Rande (Fig. 3). Diese drei isolirten Erstlingsgruppen vereinigen sich nun zunächst zu einem einzigen schmalen Saume, beziehungsweise zu einem Bande und dann erst bildet sich das Hadrom in centripetaler Richtung weiter aus.

In Bezug auf die Ausbildung der Scheiden verhalten sich die collateralen Bündel des Farnlaubes ganz ähnlich wie die Stammbündel. Gewöhnlich sind zwei Scheiden vorhanden; eine innere Parenchymscheide (Russow's Phloëm-, Prantl's Cambiformscheide) und dann noch eine Endodermis von der bekannten Structur und Zellwandbeschaffenheit. Diese Scheiden lassen im Laube viel deutlicher als im Stamme ihre bereits von Russow nachgewiesene entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit erkennen; man sieht auch im ausgebildeten Zustande auf das deutlichste, dass je eine Endodermiszelle und die ihr vorgelagerte Parenchymscheidenzelle gemeinsamen Ursprungs, d. h. Schwesterzellen sind. (Fig. 1, 4, 5, 9, 10, 18.) Es ist hier ein grundparenchymatisches Coleogen vorhanden, welches sich durch tangentiale Wände in die beiden angeführten Scheiden spaltet. Bei sehr kleinen Bündeln kommt es zuweilen vor, dass einzelne von den betreffenden Mutterzellen sich gar nicht tangential theilen, so dass die Doppelscheide stellenweise einschichtig bleibt, und zwar gewöhnlich an der rechten und an der linken

Seite des Bündels. (Fig. 18, *Aneimia densa.*) Den extremsten Fall repräsentiren in dieser Hinsicht die zarten Bündel im Laube von *Gleichenia Speluncae* (Fig. 11), welche von einer ringsum bloss einschichtigen. grosszelligen Endodermis (?) umgeben sind, während die gleichfalls collateralen Bündel in den Hauptnerven der primären Fiedern von einer Parenchymscheide sowohl wie von einer Endodermis umhüllt werden. Andererseits kommt es dann auch häufig vor, dass sich die Coleogenzellen mehr als einmal tangential theilen, so dass die Parenchymscheide stellenweise 2 — 3schichtig wird. Namentlich neigt der das Hadrom bedeckende Theil derselben zu einer solchen Vermehrung der Zelllagen.

Die Zellen dieser inneren, parenchymatischen Scheide sind entweder annähernd so tief als breit, oder sie sind wie die Endodermiszellen plattgedrückt (*Asplenium ruta muraria* Fig. 1, *Aspidium aculeatum* Fig 5). Meistens führen sie reichlich Chlorophyll, welches gewöhnlich auch in den Endodermiszellen vorkommt. Interessant ist, dass bei *Trichomanes Filicula* die auf der Hadromseite ganz deutlich ausgebildete Parenchymscheide auf der Leptomseite undeutlich, d. h. kleinzellig wird, sich vom Leptom nicht mehr scharf abgrenzen lässt und allem Anscheine nach zur Verstärkung des Leptoms verwendet wird (Fig. 12).

Die Endodermis ist meist von typischer Ausbildung. Bei ganz zarten Bündeln unterbleibt häufig die Verkorkung und Wellung der Seitenwände. Bei *Gleichenia Speluncae* fand ich die Aussenwandungen ihrer Zellen verdickt und getüpfelt (Fig. 11). Bei *Trichomanes Filicula* nimmt sie mehr den Charakter einer Parenchymscheide an und ist sehr chlorophyllreich.

In vielen Fällen kommt zu den soeben geschilderten noch eine dritte Scheide hinzu, welche eine mechanische Bedeutung hat. Im einfachsten Falle verdicken sich bloss die an die Endodermis grenzenden Wandungen der benachbarten, in die Länge gestreckten Parenchymzellen und werden sklerotisch (Fig. 4, *Polypodium vulgare*, Fig. 5, *Aspidium aculeatum*). In anderen Fällen dagegen ist entweder eine einfache, oder eine mehrschichtige Scheide aus mechanischen Zellen mit allseits gleichmässig verdickten Wandungen vorhanden (Fig. 9, *Scolopendrium officinarum*).

Einen von dem bisher besprochenen wesentlich abweichenden Bau ihrer Scheiden zeigen die Gefässbündel in den Laubausbreitungen der von mir untersuchten Osmundaceen und Marattiaceen, denen sich Ophioglossum anschliesst. Aehnlich wie in den meisten Laubblättern der Phanerogamen wird hier das collaterale Gefässbündel von zwei mehr oder weniger regelmässig ausgebildeten Parenchymscheiden umgeben, von welchen die innere aus engeren, die äussere aus weiteren Zellen besteht (Fig. 16 *Osmunda regalis*, Fig. 20 *Angiopteris longifolia*, Fig. 22 *Ophioglossum vulgatum*). Endodermis und Bastscheide fehlen vollständig. In der Blattspreite, wo das angrenzende Mesophyll ganz anders gebaut ist, sind bei Osmunda und den Marattiaceen jene Parachymscheiden nicht zu übersehen. Im Blattstiele dagegen erscheint das Gefässbündel wegen der Gleichartigkeit der angrenzenden Parenchymzellen mit den Scheidenzellen, einfach ins Parenchym eingesetzt; [1] namentlich gilt dies für die Marattiaceen.

Bei *Osmunda regalis* habe ich die Entwicklungsgeschichte dieser doppelten Parenchymscheide studirt und gefunden, dass sie genau in derselben Weise entsteht, wie bei den Polypodiaceen etc. die Parenchymscheide mit der sie umschliessenden Endodermis: Ein Kranz von meristematischen Mutterzellen, das Coleogen, welche durch ihren farblosen Inhalt sich auffallend von den bereits grünlichen Nachbarzellen des Grundparenchyms unterscheiden, theilt sich durch tangentiale Wände und die Tochterzellen erinnern nun in Gestalt und Lagerung vollkommen an die jugendlichen Scheiden der Polypodiaceen (Fig. 17). Die äussere Parenchymscheide von Osmunda ist also der Endodermis bei den Polypodiaceen etc. vollständig homolog, ihre Entstehungsweise ist dieselbe und erst die spätere Entwicklung führt zu der grossen Verschiedenheit ihres Baues. Bei *Osmunda regalis* lässt sich auch noch eine andere interessante Thatsache constatiren. Im ausgebildeten Zustande findet man nämlich, dass die kleinen collateralen Bündel der Fiederblättchen eine auf der Hadromseite aus drei Zelllagen bestehende Parenchymscheide aufweisen; die innerste Lage, welche unmittelbar an das

[1] Vgl. de Bary, Vergleichende Anatomie. pag. 359.

Hadrom grenzt, findet an beiden Seiten einen deutlichen Anschluss an die Leptomsichel der Unterseite (Fig. 16), so dass man unwillkürlich auf die Vermuthung verfällt, jene innerste Lage der Parenchymscheide und das Leptom seien einheitlichen Ursprungs. Die Entwicklungsgeschichte bestätigt diese Vermuthung vollständig. Man sieht an Querschnitten durch ganz jugendliche Bündel, dass die Erstlinge des Hadroms nicht aus den obersten Zellen des Cambiumbündels hervorgehen, welche an die Parenchymscheide grenzen, sondern aus der zweiten Cambiumzelllage. (Fig. 17.) Jener oberste Saum von Cambiumzellen nimmt allmälig parenchymatischen Charakter an und wird als Epen zur Verstärkung der Scheide verwendet. [1] Wir haben hier also den bemerkenswerthen Fall vor uns, dass ein der Anlage nach excentrisches Gefässbündel im Laufe der Entwicklung collateral wird. Es bestätigt ferner dieser eigenthümliche Vorgang einen schon bei früherer Gelegenheit von mir ausgesprochenen Satz: dass nämlich selbst ein und dieselbe Gefässbündelscheide an verschiedenen Stellen ihres Umfanges verschiedenen Ursprungs sein kann.

Am Schlusse dieses Capitels will ich auch noch einige Beobachtungen mittheilen, welche die Frage betreffen, in wie weit der collaterale Bau der Farngefässbündel mit der dorsiventralen Ausbildung des Mesophylls parallel geht. Ich habe in dieser Hinsicht gefunden, dass wenn ein mehr oder weniger deutlich differenzirtes Pallisadengewebe vorhanden ist, die kleineren Bündel in der Regel sämmtlich collateral sind; wenn dagegen das Mesophyll auf Bauch- und Rückenseite des Blattes annähernd den gleichen Bau zeigt, dann sind die zarten Gefässbündel zum grösseren Theile nur excentrisch gebaut. So besteht z. B. bei *Blechnum brasiliense* das Mesophyll aus fünf fast ganz gleichartig ausgebildeten Zellschichten. Jede derselben setzt sich aus sternförmigen Zellen zusammen und der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite besteht bloss darin, dass auf der ersteren die Zellen mit langen, auf der letzteren mit kurzen dicken Armen versehen sind. Die kleinsten Gefässbündel

[1] Zuweilen wird dieser Saum zu Cambiform und dann ist das Gefässbündel natürlich als ein excentrisches aufzufassen.

fand ich zum Theil collateral, der Mehrzahl nach aber excentrisch gebaut. Bei *Scolopendrium officinarum* verhält sich die Sache ähnlich. Das Mesophyll besteht durchaus aus Schwammparenchym, welches oberseits ein etwas dichteres Gefüge zeigt als auf der Unterseite. Auch die schwächsten Gefässbündel sind noch excentrisch, indem auf der Oberseite eine einzige Cambiformzelllage zwischen das Hadrom und die Parenchymscheide sich einschiebt (Fig. 9). Es ist dieser Farn zugleich der einzige unter den von mir untersuchten Arten, welcher gar keine collateralen Bündel aufweist.

Im Ganzen und Grossen lässt sich also ein Parallelismus zwischen dem dorsiventralen Bau des Mesophylls und der collateral-excentrischen Ausbildung seiner Gefässbündel beobachten. Je ausgesprochener die Dorsiventralität des Assimilationssystems ist, desto auffälliger ist der collateral-excentrische Bau der leitenden Stränge; ein deutlicher Beweis, dass der letztere mit der Dorsiventralität des ganzen Blattes auf das innigste zusammenhängt.

Dieser Parallelismus erleidet nun einzelne Ausnahmen, von welchen ich hier bloss die auffälligste besprechen will. Bei den meisten Hymenophyllaceen ist nämlich, wie bekannt, die eigentliche Blattspreite (abgesehen natürlich von den Nerven) eine einfache Zellfläche, welche das Assimilationssystem des Blattes bildet. Die Gefässbündel sind dagegen, wie dies schon Prantl nachwies, von ausgeprägt collateralem Bau, und sie allein documentiren demnach die anatomische Dorsiventralität des ganzen Blattes. Ich glaube nun, dass es sich hier um eine rückgebildete und rudimentär gewordene Blattfläche handelt, während die Blattnerven mit ihren Gefässbündeln in diesen Rückbildungsprocess aus unbekannten Gründen nicht mit einbezogen wurden. Die Vorfahren der Hymenophyllaceen dürften Blätter mit mehrschichtigem, dorsiventral gebautem Mesophyll besessen haben. Es spricht dafür unter anderen die Thatsache, dass bei verschiedenen Arten die grüne Blattfläche aus mehreren Zellschichten besteht, und zwar bei Arten, die nach allen anderen Merkmalen den verschiedensten Typen angehören. [1] Auch die Ausbildung

[1] Prantl l. c. pag. 23.

des mechanischen Systems mit seinen „Scheinnerven" weist auf eine vormals höhere Organisation hin. Die Scheinnerven der Gattung Hemiphlebium, welche nach Prantl „nur noch als Streifen vom Rande hereinlaufen, ohne an die wahren Nerven anzuschliessen", sind deutliche Merkmale einer stattgehabten Rückbildung. Ueberhaupt ist die so auffällige Incongruenz in der Ausbildung der assimilirenden Blattfläche und der leitenden Gefässbündel nur von diesem Standpunkte aus einigermassen verständlich.

III.

Aus den vorstehend mitgetheilten Thatsachen lassen sich nun mehrere allgemeine Folgerungen ableiten, welche die in der Einleitung aufgeworfene Frage zwar nicht endgiltig beantworten, allein zu ihrer Lösung doch immerhin Einiges beitragen.

Vor Allem steht fest, dass bei den Farnen die Ausbildung der Gefässbündel in Laub und Stamm zum Theile nach zwei verschiedenen Typen erfolgt. Das dorsiventrale Laub hat seine collateralen Stränge; der radiär gebaute Stamm hat seine concentrischen Bündel. Man ist daher nicht nur berechtigt, sondern geradezu genöthigt, für die collaterale Ausbildung der Laubgefässbündel eine besondere Ursache anzunehmen, d. h. man kann sich bei den Farnen nicht wie bei den Phanerogamen vorstellen, dass die Anordnung der beiden Haupttheile des Gefässbündels im Blatte durch den Stamm vermittelt werde. Denn diese Anordnung ist hier unzweifelhaft etwas Primäres, keine Folgeerscheinung. Bei der grossen anatomischen und functionellen Uebereinstimmung der Spreite eines Farnwedels mit der Lamina eines phanerogamen Laubblattes ist nun der Analogieschluss nicht von der Hand zu weisen, dass auch bei den Phanerogamen der collaterale Bau der Laubgefässbündel und ihre Orientirung als eine primäre, in der anatomisch-physiologischen Dorsiventralität des Blattes begründete Erscheinung anzusehen sei.

Wenn dem nun so ist, wenn die collateralen Gefässbündel der Laubblätter charakteristischer als dorsiventrale Bündel bezeichnet würden, weil ihr collateraler Bau nur ein Glied in der Kette der anatomischen Eigenthümlichkeiten bildet, welche

zusammen den dorsiventralen Bau des ganzen Blattes vorstellen, so lautet nunmehr die naheliegendste Frage folgendermassen: Auf welche Ursachen ist überhaupt die Dorsiventralität des Laubblattes zurückzuführen? Eine erschöpfende Antwort hierauf müsste uns zugleich darüber Aufschluss geben, wesshalb die Gefässbündel collateral gebaut sind, und wesshalb das Hadrom nach oben, und das Leptom nach unten gekehrt ist.

In seiner bekannten Abhandlung „über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile“ hat Sachs die äusseren und inneren Ursachen der Dorsiventralität in Kürze besprochen.[1] Er weist darauf hin, dass direct wirkende äussere Ursachen bis jetzt nur in sehr wenigen Fällen constatirt sind. Von Pfeffer wurde gezeigt, dass die Berührung mit einem festen Körper oder die länger andauernde Einwirkung der Schwere darüber entscheidet, welche Seite der Brutknospe von Marchantia zur Wurzelseite wird. Aus Leitgeb's Untersuchungen geht hervor, dass das Licht die Dorsiventralität verschiedener Lebermooskeime und der Farnprothallien[2] bestimmt und von Sachs wurde in der genannten Abhandlung der Nachweis geliefert, „dass die stärkere Beleuchtung von der einen Seite her bei hinreichend langer Dauer darüber entscheidet, welche Seite des anfangs radiären Sprosses von Ephen und Tropaeolum zur Rücken- und Bauchseite werden soll“. Diesen Thatsachen gegenüber hebt dann Sachs hervor, dass in zahlreicheren Fällen die Dorsiventralität zunächst durch die Wachsthumsgesetze der Pflanze selbst hervorgebracht wird.

Wenn wir bloss die Entwicklung des einzelnen Individuums oder Organes ins Auge fassen, so kann darüber kein Zweifel bestehen, dass die Dorsiventralität des Laubblattes von direct wirkenden äusseren Ursachen unabhängig und eine Folge innerer Wachsthumsgesetze ist. Sobald wir aber auf die phylogenetische Entwicklung Rücksicht nehmen, dann erscheint uns der dorsiven-

---

[1] L. c. pag. 278 ff.

[2] Studien über die Entwicklung der Farne. Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. in Wien 1879, I. Abtheilung. Vgl. auch Prantl „Über den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien, Bot. Ztg.“ 1879, pag. 697.

trale Bau des Laubblattes allerdings im Causalzusammenhange mit den äusseren Einflüssen, als eine durch die physiologische Function vermittelte, durch die Anpassung erworbene und durch die Vererbung befestigte anatomische Thatsache.

Man sieht leicht ein, dass es für ein horizontal ausgebreitetes Laubblatt vortheilhaft ist, wenn es seinem eigentlichen Assimilationsgewebe, dem Pallisadenparenchym, die besser beleuchtete Oberseite reservirt, dem Transpirationsgewebe dagegen, sowie dem intercellularen Durchlüftungssysteme mit den Spaltöffnungen hauptsächlich die Unterseite zuweist. Der hiedurch bedingte dorsiventrale Bau ist dergestalt als eine Anpassungserscheinung an die Verschiedenheit der äusseren Einflüsse, namentlich der Beleuchtung, aufzufassen.[1] Warum aber die Gefässbündel collateral ausgebildet und so orientirt sind, dass das Hadrom nach oben, das Leptom nach unten sieht, dies ist eine Frage, die vorläufig noch nicht zu beantworten ist. Wir können bloss per analogiam schliessen, dass auch in diesem Falle die angeführte Orientirung im Dienste der physiologischen Function des Gefässbündels und des ganzen Blattes stehe. Es sei mir gestattet, diese Auffassung durch eine bestimmte Annahme zu exemplificiren. Wir wollen annehmen, dass ausser den Kohlehydraten auch noch die Eiweissstoffe ihrer Hauptmasse nach im Laubblatte erzeugt werden und dass dem Principe der Arbeitstheilung zufolge als die Bildungsstätte der Kohlehydrate hauptsächlich das Pallisaden-

---

[1] Man könnte gegen diese Auffassung vielleicht einwenden, dass sie aus dem Plagiotropismus des Organs seine Dorsiventralität ableitet, während ja gerade umgekehrt die Dorsiventralität den Plagiotropismus erklären soll. (Siehe Sachs, l. c. pag. 227.) Dagegen ist nun zu bemerken, dass jene auf einer „innerlichen Differenzirung der Pflanzensubstanz" beruhende Dorsiventralität, welche den Plagiotropismus des betreffenden Organs zur Folge hat, mit seiner anatomisch-physiologischen Dorsiventralität nicht zu verwechseln ist. Die erstere hat sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wahrscheinlich viel früher eingestellt, als die letztere. Ein einschichtiges Blatt eines Laubmoosstämmchens ist in anatomisch-physiologischer Hinsicht nicht dorsiventral und doch ist es plagiotrop; die verschiedene Reactionsfähigkeit der morphologischen Ober- und Unterseite gegenüber gleichen äusseren Reizen, welche in diesem Falle die Voraussetzung des Plagiotropismus bildet, muss also nicht immer auch anatomisch zum Ausdruck kommen.

gewebe, als die der Eiweissstoffe das Schwammparenchym zu betrachten sei. Da nun die Gefässbündel gewöhnlich an der Grenze zwischen den beiden angeführten Geweben verlaufen, so wäre unter obiger Voraussetzung nichts natürlicher, als ihre thatsächliche Orientirung: Nach der Rückenseite, woher dem Gefässbündel die Kohlehydrate zugeleitet werden, wendet sich der für die Leitung dieser Substanzen bestimmte Theil des Bündels, das Hadrom; nach der Bauchseite, gegen die Bildungsstätte der Eiweisssubstanzen zu, kehrt sich das die eben genannten Stoffe leitende Leptom. Dergestalt würde also die Orientirung des Gefässbündels im flachen Laubblatte im unmittelbaren Zusammenhange stehen mit seiner Function als stoffleitendes Gewebe und mit der Function des ganzen Blattes.

Ich brauche wohl kaum ausdrücklich zu betonen, dass ich mit der vorstehenden Annahme bloss erläutern wollte, wie man sich ungefähr das fragliche Problem zurecht legen könnte; doch möchte ich diese Annahme selbst nicht als Hypothese gelten lassen; ihre physiologischen Voraussetzungen sind nicht bewiesen und auch vom anatomischen Standpunkte aus lassen sich verschiedene Einwände erheben. Die ganze Frage wird überhaupt dann erst mit einiger Aussicht auf Erfolg in Angriff genommen werden können, wenn wir über die physiologischen Aufgaben der Gefässbündel viel genauer unterrichtet sein werden, als dies gegenwärtig der Fall ist.

Vorläufig dürfen wir also nicht mehr behaupten, als dass der collaterale Bau des Gefässbündels und die Anordnung seiner Theile im Laubblatte auf irgend eine Weise mit der physiologischen Function des grünen Laubblattes verflochten sei. Man wird dagegen vielleicht einwenden, dass auch andere Blätter, welchen nicht die Aufgabe der Assimilation zukommt, wie Kelch- und Blumenblätter, Niederblätter, Knospentegmente etc. dieselbe Orientirung ihrer Gefässbündel zeigen. Doch kann darauf erwidert werden, dass alle diese verschiedenen Arten von Blättern phylogenetisch jedenfalls aus grünen Laubblättern hervorgegangen sind — sei es nun direct oder indirect — [1] und

[1] Vgl. C. Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Ztg. 1880.

in allen diesen Fällen würde es sich also hinsichtlich der Orientirung der Gefässbündel um eine Vererbungserscheinung handeln.

Wenn nun der collaterale Bau und die Anordnung der leitenden Stränge im Laubblatte etwas Primäres ist — wie verhält es sich dann mit der Orientirung im Stamme? Bei den Farnen sehen wir, dass die Stammgefässbündel überhaupt nach einem anderen Typus gebaut sind, als die kleinen Bündel des Laubes. Doch erkennen wir auch hier schon die Tendenz, eine gewisse Gleichförmigkeit im Baue der Gefässbündel herzustellen; diese Tendenz kommt dadurch zum Ausdruck, dass in den Wedelstielen die Bündel häufig excentrisch gebaut sind. Es pflanzt sich von der Blattspreite gegen den Stamm zu gewissermassen ein Einfluss fort, welcher die Blattbündel in ihrem ganzen Verlaufe collateral zu machen sucht. In Anbetracht der histologischen Continuität von Stamm und Blatt wird uns dies nicht befremdlich erscheinen. Bei den Phanerogamen ist dieses Streben nach einer Gleichförmigkeit des Gefässbündelbaues bereits vollständig zum Durchbruche gelangt; auch die Blattspuren sind collateral geworden. Diese Tendenz nach Gleichförmigkeit können wir als in den Wachsthumsgesetzen der Pflanze selbst begründet ansehen; allein wir dürfen nicht ausser Acht lassen, dass in diesem Falle das Blatt darüber entscheidet, wie diese Gleichförmigkeit durchzuführen sei.

Aus einer blossen Correlativerscheinung ist die Anordnung der beiden Granttheile des Gefässbündels im phanerogamen Stamme durch Vererbung längst zu einer selbstständigen anatomischen Thatsache geworden. Wir finden desshalb auch bei jenen Pflanzen das Hadrom im Stamme nach innen, das Leptom nach aussen gekehrt, welche in Folge nachträglicher Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse überhaupt keine Laubblätter entwickeln und ihr Assimilationsgewebe in die Stamm- und Stengeltheile verlegt haben.

Ich habe mich im Laufe dieser Auseinandersetzungen absichtlich auf die normalen und einfachsten Verhältnisse beschränkt; alle Abweichungen von denselben, wie auffallende Drehungen der Gefässbündel, ihre Anordnung in stielrunden radiär gebauten Blättern und Blattstielen, das Vorkommen bicol-

lateraler Gefässbündel im Stamme etc. betrachte ich als nachträglich erworbene anatomische Eigenthümlichkeiten, von welchen jede einer besonderen Erklärung bedürftig wäre. Vorerst ist aber die möglichste Vereinfachung des schwierigen Problems geboten.

Die Hauptresultate dieser Untersuchung lauten folgendermassen:

1. In den Laubausbreitungen aller untersuchten Farne sind die kleineren Gefässbündel collateral oder doch im hohen Grade excentrisch gebaut und zwar derart, dass, wie im Blatte der Phanerogamen, das Hadrom (Xylem) der Oberseite, das Leptom (Phloëm) der Unterseite des Wedels zugekehrt ist.

2. Der Uebergang vom collateralen Baue der kleinen Blattbündel zum concentrischen Typus der Bündel des Stammes wird dadurch ermittelt, dass in den Hauptnerven der Blätter (und häufig auch in den Blattstielen) die leitenden Stränge excentrisch gebaut sind. Die das Hadrom umgebende Leptomschichte ist unterseits viel mächtiger entwickelt als auf der Oberseite.

3. Die Entwicklungsgeschichte der collateralen Farngefässbündel vollzieht sich in derselben Weise wie bei den Phanerogamen. Die Differenzirung des Hadroms und des Leptoms beginnt auf dem Querschnitte an zwei entgegengesetzten Punkten des Cambiumbündels und schreitet von hier aus in centripetaler Richtung (bezogen auf die Bündelaxe) weiter.

4. Im Ganzen und Grossen herrscht ein Parallelismus zwischen dem dorsiventralen Bau des Mesophylls und der collateral-excentrischen Ausbildung seiner Gefässbündel. Je ausgesprochener die Dorsiventralität des Assimilationssystems ist, desto auffälliger ist der collateral-excentrische Bau der leitenden Stränge.

5. Für die Farne ergibt sich aus diesen Beobachtungen mit Nothwendigkeit, für die Phanerogamen mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass der collaterale Bau des Gefässbündels und seine

Orientirung im flachausgebreiteten Laubblatte eine primäre anatomische Thatsache ist; die anatomisch-physiologische Dorsiventralität des Laubblattes spricht sich auf diese Weise auch in der Structur seiner leitenden Stränge aus.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Collaterales Gefässbündel aus der Wedelspreite von *Asplenium ruta muraria*. Vergr. 330.

„ 2. Junges, collaterales Bündel aus der Wedelspreite von *Asplenium ruta muraria*. Am oberen Rande des Cambiumstranges haben sich die Erstlinge des Hadroms (Spiraltracheïden), am unteren Rande die Erstlinge des Leptoms differenzirt. Die Spaltung des Coleogens ist noch nicht vollständig vor sich gegangen. Vergr. 400.

„ 3. Excentrisches Gefässbündel aus dem Stiele eines Fiederblättchens von *Asplenium ruta muraria*. schematisch. Der dunkle Theil bedeutet das Hadrom, der lichte das Leptom (ebenso wie bei den nachfolgenden schematischen Abbildungen). Die Erstlinge des Hadroms treten an seinem oberen Rande und zwar an 3 verschiedenen Stellen auf.

„ 4. Collaterales Bündel aus der Wedelspreite von *Polypodium vulgare*. Vergr. 480.

„ 5. Dasselbe von *Aspidium aculeatum*. Vergr. 460.

„ 6. Gefässbündel aus dem unteren Theile des Wedelstieles von *Scolopendrium officinarum* mit 2 Hadromtheilen.

„ 7. und 8. Excentrische Gefässbündel des Hauptnerven der Blattspreite von *Scolopendrium officinarum*.

„ 9. Kleines excentrisches Bündel aus der Blattspreite von *Scolopendrium officinarum*; auf der Oberseite des Hadroms ist bloss eine einzige Lage von Cambiformzellen vorhanden. Vergr. 380.

„ 10. Ganz kleines collaterales Bündel aus der Blattspreite *Pteris aquilina*. Vergr. 470.

„ 11. Kleines collaterales Bündel aus der Spreite von *Gleichenia Speluncae* mit einfacher Scheide (Endodermis?) Vergr. 450.

„ 12. Collaterales Bündel aus dem Hauptnerv des Blattes von *Trichomanes Filicula*.

„ 13. Querschnitt durch den unteren Theil des Wedelstiels von *Osmunda regalis*, mit rinnenförmigem Gefässbündel.

Fig. 14. Querschnitt durch den Stiel eines Fiederblattes I. Ordnung von *Osmunda regalis*; das rinnenförmige Gefässbündel ist bereits excentrisch gebaut.

„ 15. Querschnitt durch ein Gefässbündel aus dem Hauptnerv eines Fiederblättchens von *Osmunda regalis*; mit stark excentrischem Hadrom.

„ 16. Kleines collaterales Gefässbündel aus der Spreite eines Fiederblättchens von *Osmunda regalis*; mit doppelter Parenchymscheide. Die mit einem * bezeichneten Scheidenzellen sind cambialen Ursprungs. Vergr. 320.

„ 17. Ganz junges Gefässbündel aus der Fiederblattspreite von *Osmunda regalis*. Im Cambiumbündel haben sich die ersten Tracheïden und Leptomzellen differenzirt. Der ausserhalb der Erstlingstracheïden gelegene Saum von Cambiumzellen wird zu Epenparenchym und schliesst sich der Scheide an. Das grundparenchymatische Coleogen hat sich bereits gespalten. Vergr. 320.

„ 18. Querschnitt durch einen Theil der Blattspreite von *Aneimia densa*; in der Mitte ein kleines collaterales Gefässbündel. Interessant ist hier, dass — wie überhaupt in der Blattspreite dieses Farnes — die das mechanische System bildenden Gurtungen ausschliesslich aus epidermoidalen Bastbändern bestehen. Jugendliche Epidermiszellen haben sich entweder ungetheilt oder nach stattgefundener Tangentialtheilung zu typischen, langen und zugespitzten Bastzellen metamorphosirt. Vergr. 420.

„ 19, *a)*, *b)*, *c)*. Schematische Darstellungen des Ueberganges vom excentrischen zum collateralen Baue der Gefässbündel. *a)* Das Hadrom hat rechts und links das Leptom durchbrochen; das Bündel ist in Folge dessen bicollateral geworden. *Cyathea Duplanchei*; *b)* Das Hadrom hat oberseits an mehreren Punkten das Leptom durchbrochen, so dass der oberseitige Leptombeleg in mehrere isolirte Stränge aufgelöst ist; *c)* das Hadrom hat bloss an einer Stelle den oberseitigen Leptombeleg durchbrochen; das Bündel ist einfach collateral geworden, doch reicht die Leptomsichel beiderseits noch hoch hinauf. *Aspidium aculeatum*.

„ 20. Collaterales Gefässbündel aus der Blattspreite von *Angiopteris longifolia*. Vergr. 300.

„ 21. Schematischer Querschnitt durch den Blattstiel von *Ophioglossum vulgatum*. Mit 5 collateralen Gefässbündeln, welche ihr Hadrom nach einwärts, ihr Leptom nach auswärts gekehrt haben. Dazwischen Luftcanäle.

„ 22. Kleines collaterales Gefässbündel aus der Blattspreite von *Ophioglossum vulgatum*.



Autor del. lith. Dr J. Heitzmann

k. k. Hof- u. Staatsdruckerei